

Essai sur la flore du Sud-Ouest malgache : originalité, affinités et origines

M. THOMASSON & G. THOMASSON

Résumé : L'originalité de la flore du Sud-Ouest de Madagascar réside à la fois dans la présence d'endémiques de rang taxinomique élevé (une famille, plusieurs genres) et dans la richesse ou la pauvreté relatives de certaines familles. Ses affinités s'établissent avant tout avec l'Arabie, la Somalie et Socotra. Une partie de cette flore pourrait être issue d'une flore centrée sur l'Arabie, quelques taxons originaires de la partie Sud de l'Afrique s'y étant adjoints avant l'isolement définitif de Madagascar.

Summary : The originality of the South-West Malagasy flora results both from the endemism of one family and several genera, and from the comparative richness or poverty of some families. Its affinities are first with Arabia, Somaliland and Socotra. It appears to be derived in part from an ancestral flora centered on Arabia ; taxa native from Southern Africa were added before the separation of Madagascar and Africa.

Marc et Geneviève Thomasson, Laboratoire de Botanique Tropicale, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Tant au niveau de la flore que de la végétation, l'originalité du Sud de Madagascar a, depuis longtemps déjà, été soulignée (POISSON, 1912 ; PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921, 1936). Défini par HUMBERT (1955), le Domaine du Sud a été restreint par KOEHLIN et al. (1974) à la portion du territoire malgache correspondant à l'aire de répartition des Didiéracées (cf. carte, Fig. 1). Flore et végétation du Sud malgache restent encore mal connues dans le détail : une tentative d'inventaire des principaux types morphologiques (THOMASSON, 1989), des essais ponctuels sur la composition floristique de quelques groupements (RABESANDRATANA et al., 1977 ; THOMASSON, 1982) ou l'œuvre ambitieuse mais hélas très imprécise de DURANTON (1975) constituent l'essentiel des apports récents.

Ce travail se propose de définir la flore climacique du Sud-Ouest malgache (que nous appellerons flore de Tuléar) et, par des comparaisons avec des territoires homologues, de dégager les affinités et l'originalité de cette flore.

LE MILIEU

LE CLIMAT

Tuléar et ses environs (cf. carte, Fig. 1) connaissent un climat de type subaride (MORAT, 1969). La pluviosité annuelle moyenne avoisine 350 mm, mais avec d'importantes fluctuations

d'une année sur l'autre (jusqu'à plus de 100 % en excédent et 70 % en déficit) ; les pluies interviennent sous forme d'averses violentes (187,4 mm pour la seule journée du 5 janvier 1961) avec un maximum statistique en janvier-février et un minimum en juillet. L'humidité atmosphérique moyenne oscille autour de 70 % en raison de la proximité de la mer.

La température annuelle moyenne est de 24,4° C et varie de 27,4° C en janvier-février à 19,9° C en juillet.

Les vents dominants, de secteur ouest-sud-ouest, ont une vitesse moyenne mensuelle de 12 à 15 km/heure ; ils sont plus violents entre juillet et novembre et soufflent principalement l'après-midi.

Les valeurs de l'insolation sont élevées : 9,88 heures par jour en moyenne avec une amplitude annuelle de 1,17 heure.

LES SOLS

Les sols de la région faisant l'objet de ce travail (environs de Tuléar, cf. carte, Fig. 1) se réduisent principalement aux types suivants (pour de plus amples détails, voir SOURDAT, 1970) :

- Sols peu évolués (régosols) sur cordons dunaires fixés (sables jaunes, très généralement effervescents).
- Sols évolués sur sables décalcifiés et rubéfiés (sables roux).
- Sols calcimorphes.
- Lithosols sur croûte calcaire.

LA VÉGÉTATION

La végétation climacique du Sud-Ouest malgache, xérophytique, se rapporte à deux types principaux :

- Fourrés de hauteur et de densité variables développés sur sables jaunes, sols calcimorphes et lithosols.
- Forêt dense sèche occupant les sables roux.

Nombre de particularités morphologiques et biologiques (THOMASSON, 1989) confèrent à cette végétation une grande originalité. Une description détaillée de ces fourrés et de la forêt sèche des sables roux est fournie par KOEHLIN et al. (1974).

LE FACTEUR HUMAIN

Dans les environs de Tuléar, l'emprise humaine sur la végétation est souvent très forte et aucun milieu n'est épargné : exploitation du bois (construction, bois de feu), extraction de pierres dans les zones à sol encroûté, défrichements culturels sur matériaux sableux constituent autant d'atteintes, souvent irréversibles, à une végétation fragile dont la régénération est problématique en raison des contraintes climatiques (voir sur ce dernier point THOMASSON & THOMASSON, 1989).

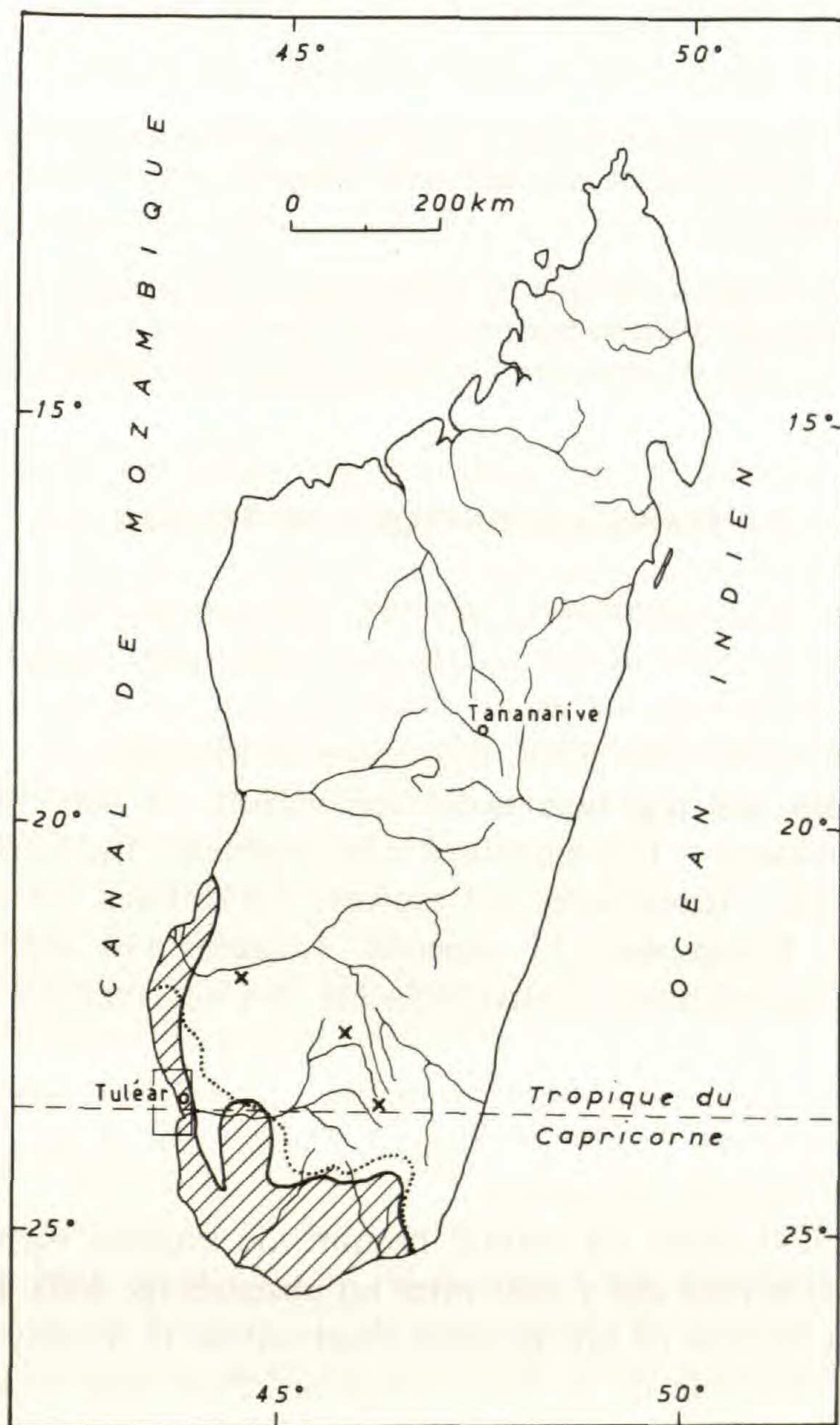


Fig. 1. — Aire de répartition des Didieréacées (en hachures) et limite du Domaine du Sud selon HUMBERT, 1955 (en trait pointillé). Les croix localisent les stations isolées de Didieréacées. L'échantillon de flore ayant servi de base à ce travail provient du territoire encadré.

MÉTHODES

Une centaine d'inventaires floristiques effectués aux environs de Tuléar (voir la carte pour les limites de l'aire ayant fait l'objet de ces inventaires) nous a fourni un échantillon de 172 genres groupant 312 espèces et répartis en 65 familles (voir annexe). Cet échantillon a été comparé, en fonction des données de la littérature, à la flore de territoires homologues. Ces comparaisons ont pour base deux coefficients :

— Le coefficient d'affinité de EXELL & WILD (1961), préféré au coefficient de similitude de SØRENSEN (1948), est utilisé pour tester les rapports entre ensembles génériques.

— La similitude des inventaires familiaux est exprimée par ce que nous appelons l'*écart familial*, qui peut être défini de la manière suivante : soient deux flores A et B qui fournissent chacune une liste de familles ; chacune de ces familles représente une certaine partie de la flore $f(\%)$ telle que $\Sigma f_A = \Sigma f_B = 100\%$; l'écart familial E est tel que $E = \frac{\Sigma |f_A - f_B|}{2}$ et peut

théoriquement varier de 0 à 100. L'écart familial est une expression de la similitude existant entre A et B et tient compte des taux de représentation des différentes familles ; c'est en quelque sorte un coefficient pondéré de similitude familiale.

Nous avons d'autre part comparé les taux de représentation de certains taxons (familles ou genres) dans la flore de Tuléar et dans celle d'autres territoires ; cette comparaison se fonde sur la valeur de l'écart réduit et le risque adopté pour juger du caractère significatif ou non des différences constatées est 5 % sauf spécification contraire.

LA FLORE CLIMACIQUE DE TULÉAR

Par flore climacique, nous entendons l'ensemble des taxons participant aux peuplements ligneux, fourrés xérophiles et forêts denses sèches, qui constituent l'essentiel du paysage végétal non ou peu dégradé du Sud-Ouest malgache. Nous en excluons donc les taxons appartenant aux communautés des domaines halophile, hygrophile et alluvial.

Parmi les 65 familles que regroupe notre échantillon, 15 sont bien représentées avec chacune au moins 5 espèces : Légumineuses (34 espèces), Euphorbiacées (27 espèces), Asclépiadacées (25 espèces), Acanthacées (24 espèces), Graminées (14 espèces), Tiliacées (13 espèces), Burséracées et Composées (11 espèces), Liliacées (10 espèces), Capparacées et Rubiacées (9 espèces), Combrétacées, Convolvulacées et Cucurbitacées (6 espèces), Amaranthacées (5 espèces).

Quelques genres sont particulièrement diversifiés : *Grewia* (13 espèces), *Commiphora* (11 espèces), *Euphorbia* (10 espèces), *Croton* (9 espèces), *Cynanchum* (8 espèces qui sont toutes des représentants aphyllés et charnus du genre).

KOECHLIN et al. (1974) citent un certain nombre de familles bien représentées dans le Domaine du Sud ou au contraire qui y sont rares ou absentes (p. 334). Il nous a paru utile de préciser ces données à la lumière de nos propres observations et d'essayer de situer la flore de Tuléar par rapport à l'ensemble de la flore malgache. Pour cela, nous avons comparé les richesses familiales telles qu'elles apparaissent dans notre échantillon de flore à ce qu'elles sont pour la totalité de la flore de Madagascar. Les richesses familiales de la flore malgache sont établies à partir des chiffres fournis par HUMBERT (1959) qui seraient à réactualiser en fonction des derniers acquis de la systématique et ne correspondent en fait qu'à un échantillon de la flore totale ; ils permettent toutefois des estimations et une comparaison avec les chiffres obtenus à Tuléar qui correspondent également à un échantillon de flore.

Cinq familles sont significativement moins riches aux environs de Tuléar que dans l'ensemble de la flore malgache : Composées, Cypéracées, Orchidées (ces 3 familles citées par KOECHLIN et al., 1974), Rubiacées et Sterculiacées. A l'inverse, quinze familles y sont significativement plus riches : Aizoacées, Asclépiadacées (incl. Périplocacées), Bombacacées, Burséracées, Capparacées, Combrétacées, Cucurbitacées, Didiéracées, Légumineuses, Liliacées, Olacacées, Rhamnacées, Tiliacées, Velloziacées et Vitacées. A ce groupe, on pourrait ajouter les Acanthacées dont la richesse à Tuléar est significativement supérieure à celle de

l'ensemble de la flore malgache au risque 6 %. Le calcul de l'écart réduit n'a pu être effectué pour 7 familles (Aristolochiacées, Hernandiaceées, Moringacées, Opiliacées, Plumbaginacées, Salvadoracées et Zygophyllacées) en raison de l'insuffisance des effectifs. Les taux de représentation des autres familles existant à Tuléar ne diffèrent pas significativement de ce qu'ils sont dans la flore malgache en général, et l'abondance des Euphorbiacées dans le Sud-Ouest n'est en définitive que le reflet de la richesse de la famille à Madagascar (où elle est significativement plus diversifiée que sa richesse sur le plan mondial ne le laisserait supposer). Nous rectifions au passage une erreur qui s'est glissée dans le travail de KOECHLIN et al. (1974) : les Sphaerosépales (= Rhopalocarpaceées) possèdent au moins un représentant dans le Domaine du Sud (*Rhopalocarpus ludicus* Boj.).

La flore climacique de Tuléar montre donc une originalité certaine par rapport à l'ensemble de la flore malgache pour ce qui est du taux de diversification de certaines familles. Malgré ces différences, la parenté de notre échantillon avec la flore malgache en général apparaît dans son spectre chorologique qui comporte les éléments suivants (spectre établi à partir de 172 genres inventoriés, voir annexe) :

- Élément cosmopolite et pantropical : 69 genres (40,1 %)
- Élément paléotropical : 44 genres (25,6 %)
- Élément africain : 18 genres (10,5 %)
- Élément austral : 3 genres (1,7 %)
- Élément oriental : 2 genres (1,2 %)
- Élément néotropical : 1 genre (0,6 %)
- Élément endémique : 35 genres (20,3 %).

Ces chiffres sont voisins de ceux obtenus pour l'ensemble de la flore malgache (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1936 ; DEJARDIN et al., 1973). L'importance des éléments cosmopolite-pantropical et paléotropical atteste l'ancienneté de cette flore et le nombre élevé de genres endémiques traduit le long isolement qui fut le sien. Cette évolution en vase clos a-t-elle fait disparaître toute trace de ses origines ? C'est pour tenter de répondre à cette question que nous avons effectué des comparaisons avec des territoires climatiquement homologues.

LES TERRITOIRES HOMOLOGUES

AMÉRIQUE

Certaines formes de la caatinga brésilienne sont physionomiquement très proches des fourrés du Sud malgache. Toutefois, la composition familiale de la caatinga (d'après LÖFGREN, 1923, cité par SCHNELL, 1987, p. 9) s'avère assez différente (mis à part les Légumineuses qui arrivent largement en tête) : Graminées et Cypéracées sont très nombreuses, ce qui n'est pas le cas à Tuléar. On note par ailleurs l'absence, parmi les familles les mieux représentées de la caatinga, des Acanthacées, Burséracées, Capparacées, Combrétacées, Liliacées et Tiliacées.

Nous n'avons en conséquence pas jugé utile d'évaluer ni l'écart familial, ni le coefficient d'affinité entre cette flore et celle de Tuléar.

AUSTRALIE

Nous nous référons ici aux travaux de BURBRIDGE (1944) et de BEARD (1967) qui portent sur le Nord-Ouest de l'Australie, région dont le climat est comparable à celui du Sud-Ouest malgache.

Rangé dans la catégorie fourré, le pindan australien présente des différences importantes avec les fourrés du Sud de Madagascar : la strate herbacée y est généralement assez bien développée (le spectre biologique montre une dominance des thérophytes), parfois même ravagée par les feux ; les espèces épineuses sont absentes, le fait morphologique marquant étant l'abondance des feuilles de type phyllode (*Acacia*, *Eucalyptus*) ; enfin, si les Légumineuses sont bien représentées (principalement par diverses espèces d'*Acacia*, genre par ailleurs peu diversifié dans notre flore), elles sont accompagnées de familles absentes des environs de Tuléar (Myrtacées avec divers *Eucalyptus* et Protéacées essentiellement) et ni Asclépiadacées, ni Acanthacées ne sont signalées.

De même que pour la caatinga, il nous a paru superflu de calculer écart familial et coefficient d'affinité en raison du peu de ressemblance floristique entre pindan australien et fourrés de Tuléar.

INDE

LEGRIS (1963, p. 380) considère que les fourrés du Sud malgache peuvent être rapprochés des formations épineuses du Gujarat. Toutefois, la végétation indienne sèche est avant tout dominée par les Graminées, conséquence probable de sa dégradation sous l'influence anthropique.

A partir des listes fournies par cet auteur, nous avons réuni les espèces des formations épineuses de l'Inde sèche, ce qui donne un ensemble de 176 genres regroupés en 62 familles : 40 familles et 49 genres (voir annexe) sont communs avec Tuléar (écart familial : 48,2 et coefficient d'affinité générique : 28,5). Certaines familles communes aux deux territoires sont significativement plus diversifiées à Tuléar que dans les formations épineuses de l'Inde sèche : Acanthacées, Asclépiadacées, Composées, Euphorbiacées (celles-ci au risque 6 %) ; d'autres au contraire y sont moins diversifiées : Cypéracées, Graminées et Légumineuses. Considérant les 5 genres les plus riches de la flore de Tuléar, *Euphorbia* et *Grewia* ont une diversification comparable dans l'Inde sèche alors que *Commiphora* y est significativement moins riche, *Croton* et *Cynanchum* y faisant défaut.

ARABIE

Les comparaisons ont ici pour base la flore de SCHWARTZ (1939) qui compte 1783 espèces d'Angiospermes réparties en 688 genres et 117 familles ; 55 familles et 84 genres (voir annexe) sont communs à Tuléar (écart familial : 45,5 et coefficient d'affinité générique : 48,8). Dix familles communes aux deux territoires sont significativement plus diversifiées dans la flore de Tuléar (Acanthacées, Asclépiadacées, Burséracées, Célastracées, Combrétacées, Ebénacées, Euphorbiacées, Méliacées, Tiliacées et Vitacées) et trois y sont moins diversifiées (Composées,

Graminées et Scrophulariacées). La richesse du genre *Euphorbia* est comparable à Tuléar et en Arabie, alors que les représentants des genres *Commiphora*, *Croton*, *Cynanchum* et *Grewia* sont plus nombreux à Tuléar.

AFRIQUE

Les zones climatiquement comparables à la région de Tuléar sont, en Afrique, occupées par des peuplements très généralement dominés par les Graminées, souvent d'aspect steppique, mais comportant parfois une strate buissonnante ou arbustive relativement dense. C'est ce dernier type de groupement que, dans la mesure du possible, nous avons retenu pour nos comparaisons.

Au Nord de l'équateur, les territoires suivants peuvent être comparés au Sud malgache.

ARCHIPEL DU CAP-VERT

Aux altitudes inférieures à 500 m, les conditions climatiques sont semblables à celles de Tuléar (température moyenne annuelle comprise entre 24 et 25° C, pluies annuelles inférieures ou égales à 500 mm ; voir CHEVALIER, 1935).

C'est la flore du peuplement (dégradé comme tous les peuplements de l'archipel) des basses altitudes décrit par CHEVALIER (p. 831 sq.) qui nous a servi de base de comparaison : 51 espèces y sont regroupées en 44 genres et 28 familles. Quinze de ces familles et 10 genres (voir annexe) sont communs à Tuléar (écart familial : 60,2 et coefficient d'affinité générique : 22,7). Au niveau taux de représentation des familles communes, seules les Graminées sont significativement moins riches à Tuléar. Pour ce qui est des genres bien diversifiés à Tuléar, *Euphorbia* montre une richesse comparable au Cap-Vert alors que *Commiphora*, *Croton*, *Cynanchum* et *Grewia* y font défaut.

SÉNÉGAL

« La végétation du domaine sahélien... (délimité par les isohyètes 250-300 et 500-550)... est caractérisée par des espèces ligneuses peu nombreuses, souvent rabougries, la plupart épineuses à rameaux souvent étalés en parasol, à feuillage souvent réduit et caduc » (TROCHAIN, 1940). La physionomie de ces peuplements qui sont généralement de type pseudosteppe ou savane est donc fort éloignée de ce qui existe dans le Sud malgache. Qu'en est-il de la flore ?

Deux groupements décrits par TROCHAIN (groupement à *Acacia raddiana* et groupement à *Faidherbia albida*) fournissent un ensemble de 154 espèces réparties en 98 genres et 39 familles. Trente familles et trente six genres (voir annexe) sont communs à Tuléar (écart familial : 53,1 et coefficient d'affinité générique : 36,7). Parmi les familles communes, 4 sont significativement plus diversifiées à Tuléar (Acanthacées, Asclépiadacées, Euphorbiacées et Tiliacées), 2 y étant moins diversifiées (Graminées et Légumineuses). Le taux de représentation du genre *Euphorbia* est comparable à Tuléar et au Sénégal, le genre *Commiphora* est moins diversifié au Sénégal (une seule espèce citée) et les genres *Croton*, *Cynanchum* et *Grewia* n'y sont pas signalés.

SOMALIE

Des descriptions de la végétation ligneuse de la Somalie sont données par GILLET (1941), GILLILAND (1952), HEMMING (1966). Les espèces dominantes (*Acacia spp.*, *Commiphora spp.*) sont principalement des buissons caducifoliés de 1 à 5 m de hauteur, à feuilles petites, généralement épineux et résinifères, souvent aromatiques ; quelques arbres épars, jusqu'à 10 m de hauteur, peuvent exister ; des touffes de Graminées et autres herbacés se disposent entre les buissons.

Les listes d'espèces fournies par GILLILAND (1952) constituent un ensemble de 108 espèces réparties en 68 genres et 25 familles. Vingt-quatre familles et trente trois genres (voir annexe) sont communs à Tuléar (écart familial : 47,8 et coefficient d'affinité générique : 48,5). Parmi les familles communes, seules les Asclépiadacées sont significativement plus riches à Tuléar ; y sont moins bien représentées les Burséracées, Graminées et Verbénacées. Les genres *Euphorbia* et *Grewia* ont une richesse comparable en Somalie et à Tuléar, le genre *Commiphora* étant moins diversifié à Tuléar ; le genre *Cynanchum* n'est pas signalé dans cette végétation somalienne et le genre *Croton*, absent des listes de GILLILAND, n'est représenté que par deux espèces dans le travail de GILLET (1941).

SOCOTRA

Le plateau d'environ 300 m d'altitude qui entoure les reliefs centraux connaît une pluviosité faible, généralement inférieure à 500 mm par an, avec une température moyenne annuelle d'environ 25° C (GWYNNE, 1968). La végétation y présente une physionomie très comparable à celle des fourrés de Tuléar, avec en particulier une Euphorbe aphyllé (*E. arbuscula* Balf.) souvent dominante dans la végétation.

Pour nos comparaisons, nous avons utilisé la flore de BALFOUR (1888) après en avoir retranché les rudérales introduites et les hydrophytes, ce qui laisse un total de 458 espèces regroupées en 198 genres et 79 familles. Quarante sept familles et cinquante huit genres (voir annexe) sont communs à Tuléar (écart familial : 38 et coefficient d'affinité générique : 33,7). Parmi les familles communes, 3 sont significativement mieux représentées à Tuléar qu'à Socotra (Asclépiadacées, Euphorbiacées, Tiliacées) ; 3 autres y sont moins diversifiées (Composées, Cypéracées, Scrophulariacées). Le genre *Euphorbia* a une diversité comparable à Socotra et à Tuléar, les genres *Commiphora*, *Croton* et *Grewia* étant plus riches à Tuléar. Le genre *Cynanchum* fait défaut à Socotra.

Au Sud de l'équateur, les régions d'Afrique tropicale ou subtropicale recevant de 300 à 500 mm de précipitations annuelles sont généralement relativement élevées, ce qui leur confère un régime thermique plus contrasté que celui de Tuléar. Deux de ces régions ont été comparées au Sud malgache.

KALAHARI

Les territoires retenus correspondent essentiellement au parc national Gemsbok qui s'étend de 24°45' à 26°30' Sud et de 20° à 20°53' Est, à une altitude d'environ 1000 m (voir BREMEKAMP, 1935 ; LEISTNER, 1959 ; LEISTNER & WERGER, 1973).

Les listes fournies par ces auteurs, en excluant la végétation des mares et des lits de cours d'eau, fournissent un ensemble de 173 espèces réparties en 129 genres et 45 familles. Trente familles et trente trois genres (voir annexe) sont communs à Tuléar (écart familial : 53,8 et coefficient d'affinité générique : 25,6). Parmi les familles communes, sont significativement mieux représentées à Tuléar les Acanthacées, Asclépiadacées et Euphorbiacées ; y sont moins riches les Aïzoacées, Composées, Graminées, Liliacées, Scrophulariacées, Sterculiacées et Zygophyllacées. Les genres *Euphorbia* et *Grewia* ont au Kalahari et à Tuléar une richesse comparable ; le genre *Cynanchum* est plus diversifié à Tuléar et les genres *Croton* et *Commiphora* ne sont pas signalés au Kalahari.

LE FLEUVE ORANGE

Se rapprochent physionomiquement des fourrés de Tuléar les groupements des *Pentzietea incanae*, peuplements buissonnants de la vallée du fleuve Orange s'étendant de 29° à 30°30' Sud et de 23°30' à 25° Est, à des altitudes voisines de 1000 m.

Selon les listes de WERGER (1980), la flore des *Pentzietea incanae* regroupe 235 espèces réparties en 138 genres et 46 familles. Trente deux familles et trente trois genres (voir annexe) sont communs à Tuléar (écart familial : 56,6 et coefficient d'affinité générique : 23,9). Parmi les familles communes, 4 sont plus riches à Tuléar (Acanthacées, Asclépiadacées, Euphorbiacées, Tiliacées) et 5 moins diversifiées (Aïzoacées, Composées, Graminées, Scrophulariacées, Sterculiacées). Le genre *Euphorbia* a une richesse comparable dans les *Pentzietea incanae*, le genre *Grewia* étant significativement plus diversifié à Tuléar. Les genres *Commiphora*, *Croton* et *Cynanchum* sont absents des listes de WERGER.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'originalité de la flore de Tuléar est indéniable avec une famille (Didiéracées) et plusieurs genres (dans nos listes, *Alluaudia*, *Alluaudiopsis*, *Brenierea*, *Didierea*, *Humbertiella*, *Megistostegium*, *Seyrigia*) qui sont essentiellement localisés dans le domaine du Sud ; cette originalité est encore soulignée par l'existence de certaines familles particulièrement bien représentées, d'autres au contraire y étant significativement moins riches que dans le reste de Madagascar (*cf. supra*).

Par rapport au monde paléotropical sec, les Acanthacées, Asclépiadacées, Euphorbiacées et Tiliacées sont généralement mieux représentées à Tuléar, alors que Graminées, Composées et Scrophulariacées y sont moins diversifiées. L'analyse des écarts familiaux (rappelés au TABLEAU 1) montre que les ressemblances, très faibles avec le Cap-Vert, légèrement plus marquées avec la vallée du fleuve Orange, le Kalahari et le Sénégal, s'affirment nettement avec l'Inde sèche, la Somalie et l'Arabie pour atteindre un maximum avec Socotra. Quelques exemples illustrant ces ressemblances entre les flores de Tuléar et de Socotra méritent d'être cités :

— La famille des Acanthacées, très bien représentée dans le Sud malgache (7,1 % de la flore) l'est également à Socotra (où elle regroupe 5,9 % des espèces) avec au moins 6 genres en commun avec notre flore (*Anisotes*, *Barleria*, *Blepharis*, *Ecbolium*, *Hypoestes*, *Ruellia*).

— Le genre *Euphorbia* compte 10 espèces dans nos relevés : il possède 10 représentants à Socotra dont l'espèce coralliforme *E. arbuscula* Balf. homologue de *E. fiherenensis* H. Poiss. qui croît sur le plateau calcaire à Tuléar.

— Le genre *Croton* (9 espèces dans nos relevés) possède 4 représentants à Socotra.

— Le genre *Commiphora* (10 espèces dans nos relevés) compte 6 espèces à Socotra.

— Le genre *Grewia* (12 espèces dans nos relevés) montre 5 espèces à Socotra.

— Si le genre *Cynanchum* est absent de Socotra, la famille des Asclépiadacées y est malgré tout bien représentée ; d'autre part, *Secamone socotrana* Balf. est proche des espèces de Madagascar et des Mascareignes (BALFOUR, 1888, p. XLIV).

La séparation de Socotra du continent africain semble dater du Tertiaire et la flore, tout comme à Madagascar, y a depuis évolué en vase clos : ceci pourrait expliquer la faible valeur de l'écart familial si on admet une flore ancestrale au moins en grande partie commune à Socotra et à Tuléar dont l'évolution, en conditions d'isolement insulaire semblables, aurait conduit à des taux de diversité voisins dans les différentes familles.

L'examen des valeurs des coefficients d'affinité générique (Tableau 1) apporte de nouveaux éléments : le classement des différents territoires par ordre d'affinité croissante avec Tuléar est modifié pour l'Inde sèche et Socotra qui se placent entre Sénégal et Kalahari. Ceci encore peut s'expliquer dans l'hypothèse d'une flore ancestrale fragmentée par la dislocation de la Pangée et dont l'évolution se serait poursuivie différemment sur les territoires isolés d'une part, sur le continent africain d'autre part. Le peuplement de l'Inde sèche se serait fait, au moins en partie, postérieurement et directement à partir de l'Arabie par voie terrestre : la valeur élevée du coefficient d'affinité générique entre Inde sèche et Arabie semble plaider en faveur de cette hypothèse. Par ailleurs, la migration de taxons xériques par cette voie a été suggérée par WILD (1965), et BRENAN (1965) souligne que de tels échanges ont pu se poursuivre jusqu'à une époque récente. Madagascar aurait pu, contrairement à Socotra, bénéficier d'apports africains postérieurement à l'éclatement du Gondwana.

TABLEAU 1 : Valeurs des écarts familiaux et des coefficients d'affinité générique calculés entre la flore de Tuléar et celles d'autres territoires.

	Ecart familial	Affinité générique
Arabie	45,4	48,8
Somalie	47,8	48,5
Sénégal	53,1	36,7
Socotra	38	33,7
Inde	48,2	28,5
Kalahari	53,8	25,6
Fleuve Orange	56,6	23,9
Cap-Vert	60,2	22,7

Les éléments dont nous disposons permettent de proposer le schéma suivant, fondé en grande partie sur les reconstitutions paléogéographiques de DIETZ & HOLDEN (1970). A l'époque de la Pangée, la flore ancestrale xérique que nous supposons¹ est alors centrée sur l'Arabie, approximativement située à la latitude 20° Sud. La rupture des jonctions Inde-Madagascar à la fin du Trias interdit dès lors tout échange floristique entre ces deux territoires. Parallèlement, le déplacement progressif de l'équateur vers le Sud permet des migrations, via la Somalie et Socotra, vers Madagascar où les éléments originaires d'Arabie vont se superposer aux éléments déjà en place. La séparation entre Madagascar et le continent africain, courant Crétacé, va interrompre les migrations en provenance de l'Arabie. Madagascar se déplace alors vers le Sud, plus ou moins parallèlement aux côtes africaines (cf. WILD, 1975) ; ceci permet encore quelques échanges, attestés par la présence à Madagascar de genres typiquement sud-africains (*Pachypodium*, *Rhigozum*) et l'existence de genres endémiques malgaches (*Uncarina*, *Stapelianthus*) vicariants de genres confinés dans la partie Sud de l'Afrique (*Harpagophytum*, *Stapelia*). L'isolement de Madagascar est définitif au Pliocène (cf. KOECHLIN et al., 1974) et la flore y évolue désormais sans apports allochtones notables.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE, A., 1975. — Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines polytopiques des Angiospermes tropicales. *Adansonia*, sér 2, 15 (1) : 31-56.
- BALFOUR, I. B., 1888. — Botany of Socotra. *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 31 : 1-446.
- BEARD, J. S., 1967. — Some vegetation types of tropical Australia in relation to those of Africa and America. *J. Ecol.* 55 : 271-290.
- BREMEKAMP, C. E. B., 1935. — The origin of the Flora of the Central Kalahari (Scient. Res. of the Vernay-Lang Kalahari Exped., 1930). *Ann. Transvaal Mus.* 16 (3) : 443-455.
- BRENAN, J. P. M., 1965. — The geographical relationships of the genera of Leguminosae in tropical Africa. *Webbia* 19 (2) : 545-578.
- BURBRIDGE, N. T., 1944. — Ecological notes on the vegetation of the 80-mile Beach. *J. Proc. R. Soc. West. Austr.* 28 : 157-164.
- CHEVALIER, A., 1935. — Les îles du Cap-Vert. Flore de l'archipel. *Rev. Bot. Appl.* 15 : 753-1090, 16 pl. phot.
- CHRIST, H., 1892. — La flore dite « ancienne africaine ». *Arch. Sc. Phys. et Nat., Genève*, 3^e période, 28 : 369-374.
- DEJARDIN, J., GUILLAUMET, J. L. & MANGENOT, G., 1973. — Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires). *Candollea* 28 : 325-391.
- DIETZ, R. & HOLDEN, J. C., 1970. — The breakup of Pangaea. *Sc. Amer.* 223 (4) : 30-41.
- DURANTON, J. F., 1975. — *Recherches phytosociologiques dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar*. Thèse, F.A.C., France, 182 p., 21 tableaux H.T.
- EXELL, A. W. & WILD, H., 1961. — A statistical analysis of a sample of the Flora Zambesiaca. *Kirkia* 2 : 108-130.

1. Cette flore ne représente que la partie arabique de la flore ancienne africaine de CHRIST (1892) qui, à cette époque, n'avait pas encore pu envahir la totalité de l'Afrique en raison de la position de l'équateur (cf. AUBRÉVILLE, 1975).

- GILLET, J. B., 1941. — The plant formations of western British Somaliland and the Harar province of Abyssinia. *Bull. misc. inf. Roy. Bot. Gard. Kew* 2 : 37-75.
- GILLILAND, H. B., 1952. — The vegetation of Eastern British Somaliland. *J. Ecol.* 40 : 91-124.
- GWYNNE, M. D., 1968. — Socotra. Conservation of vegetation in Africa, south of the Sahara, 6^e planetary meet. AETFAT, Uppsala, 1966. *Acta phytogeogr. suecica* 54 : 179-185.
- HEMMING, C. F., 1966. — The vegetation of the northern region of the Somali Republic. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 177 (2) : 173-250.
- HUMBERT, H., 1955. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar, in Colloques internationaux du C.N.R.S., LIX : Les divisions écologiques du Monde. Moyen d'expression, nomenclature, cartographie, Paris, juin-juillet 1954, *Année Biologique*, 3^e sér., 31 (5-6) : 439-448.
- HUMBERT, H., 1959. — Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. *Mém. Inst. Sc. Mad.*, sér. B, 9 : 149-187.
- KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J. L. & MORAT, P., 1974. — *Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer ed. (Vaduz), 1 vol., 687 p.
- LEGRIS, P., 1963. — La végétation de l'Inde. Ecologie et Flore. *Inst. Fr. de Pondichery, Trav. sect. Sc. et Tech.*, Tome VI, 597 p. et *Travaux du Laboratoire forestier de Toulouse*, 5, sect. 1, vol. 2, 596 p.
- LEISTNER, O. A., 1959. — Preliminary list of plants found in the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe* 2 : 152-172.
- LEISTNER, O. A. & WERGER, M. J. A., 1973. — Southern Kalahari phytosociology. *Vegetatio* 28 (5-6) : 353-399.
- LÖFGREN, A., 1923. — Notas botanicas (Ceara), *Insp. Obras contra as secas*, 2, 2^e ed. : 3-35.
- MORAT, P., 1969. — Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviothermique d'Emberger. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., 10 : 117-132.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1921. — La végétation malgache. *Ann. Musée Colon. Marseille*, 3^e sér., 9 : 1-268.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1936. — *Biogéographie des plantes de Madagascar*. Soc. Ed. Géogr. Mar. et Col. Paris, 156 p.
- POISSON, H., 1912. — *Recherches sur la flore méridionale de Madagascar*. Thèse, Paris, 1 vol.
- RABESANDRATANA, R., RAKOTOZAFY, A. & THOMASSON, M., 1977. — Approche floristique et écologique de la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). *Ann. Univ. Mad.*, sér. Sc. nat. et Math., 14 : 205-222.
- SCHNELL, R., 1987. — *La flore et la végétation de l'Amérique tropicale*. Masson (Paris), Tome 2, 448 p.
- SCHWARTZ, O., 1939. — Flora des tropischen Arabien. *Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg* 10, 393 p.
- SØRENSEN, T., 1948. — A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarities of species content. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Skrifter* 5 (4) : 1-34.
- SOURDAT, M., 1970. — Carte pédologique de Tuléar Ambohimahavelona à 1/100000 en couleurs sur fond IGN (C 58-D 58). Notice multigr., 67 p. et 33 annexes, ORSTOM, Tananarive.
- THOMASSON, M., 1982. — Groupements végétaux de la plaine de Tuléar (Sud-Ouest malgache) : Les groupements sur sables jaunes. *Mad. Rev. de Géo.* 40 : 65-82.
- THOMASSON, M., 1989. — Le xérophytisme dans le Sud malgache ; essai typologique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., 11, section B, *Adansonia*, n° 2 : 185-197.
- THOMASSON, M. & THOMASSON, G., 1989. — Végétation et régénération naturelle en milieu xérique : exemple de l'île de Nosy-Ve (Sud-Ouest malgache). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., 11, section B, *Adansonia*, n° 3 : 287-294.
- TROCHAIN, J., 1940. — Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. *Mém. I.F.A.N.* 2, 433 p.

- WERGER, M. J. A., 1980. — Phytosociology of the upper Orange River valley, South Africa. A syntaxonomical and synecological study. *Mem. Bot. Survey of South Africa* 46 : 1-97.
- WILD, H., 1965. — Additional evidence for the Africa-Madagascar-India-Ceylon land-bridge Theory with special reference to the genera *Anisopappus* and *Commiphora*. *Webbia* 19 (2) : 497-505.
- WILD, H., 1975. — Phytogeography and the Gondwanaland position of Madagascar. *Boissiera* 24 : 107-117.

ANNEXES

I : Inventaire des familles recensées aux environs de Tuléar avec mention de leur richesse spécifique à Tuléar (Tul) et dans les échantillons des différents territoires du monde paléotropical retenus aux fins de comparaison (Ind : Inde sèche ; Ara : Arabie ; C-V : Cap-Vert ; Sen : Sénégal ; Som : Somalie ; Soc : Socotra ; Kal : Kalahari ; FOr : Fleuve Orange).

	Tul	Ind	Ara	C-V	Sen	Som	Soc	Kal	FOr
Acanthacées	24	4	61		2	3	27	2	8
Aïzoacées	2	3	13	1	2		4	13	14
Amaranthacées	5	6	23	1	1	5	6	4	1
Amaryllidacées	1		8				2	1	
Anacardiacees	2	5	10		2		4	1	4
Apocynacées	3	4	7			1	2		1
Aristolochiacées	1		2				1		
Asclépiadacées	25	2	52	1	2	2	15	3	8
Bignoniacées	4	3						1	2
Bombacacées	1	1			2				
Burséracées	11	4	9		1	13	11		
Capparacées	9	7	36	2	7	7	8	5	3
Célastracées	4	1	4		1				
Combrétacées	6	6	6		4			1	
Commélinacées	1		16		2		4		1
Composées	11	3	170	3	3	3	33	16	35
Convolvulacées	6	3	49		7	4	14	4	2
Crassulacées	4		10				5		8
Cucurbitacées	6	2	29	2	5	2	8	6	
Cypéracées	1	6	30		4		10	2	2
Didiéracées	4								
Dioscoréacées	3						1		
Ebénacées	4	4	3				5		4
Ehrétiacées	2	1	7			3	5	1	1
Erythroxyllacées	1	1							
Euphorbiacées	27	13	75	3	5	6	23	4	4
Flacourtiacées	1	1	1						

	Tul	Ind	Ara	C-V	Sen	Som	Soc	Kal	FOr
Graminées	14	64	175	6	34	18	32	23	40
Hernandiacees	1	1				1			
Légumineuses	34	46	188	4	31	18	43	19	17
Liliacées	10		31	1			8	13	8
Loranthacées	3		8				1	1	1
Lythracées	2	1	5				2		
Malpighiacées	1		2			1	1		
Malvacées	4		44	1	4	1	14	2	3
Mélicacées	3	2	4						
Moracées	3	1	15		2				
Moringacées	1		2						
Olacacées	2								
Oléacées	1		6				1		1
Opiliacées	1								
Orchidées	3		6				1		
Palmiers	1		5		2				
Passifloracées	2		1						
Pédaliacées	1		1		2	1	1	4	
Périplocacées	2		3				6		
Plumbaginacées	1		6				4		
Portulacacées	1		5				1	2	3
Rhamnacées	3	5	8		1	1	2		1
Rubiacees	9	10	26		6	1	16	1	2
Rutacées	1	4	12				1		
Salvadoracées	2	2	3		1	1	1		
Sapindacées	3	1	5		1		2		1
Sapotacées	1	1	2				1		
Scrophulariacées	2	1	43	1	1		12	5	12
Sélaginellacées	1								
Solanacées	2	2	36	1		1	4	4	5
Sphaerosépalacées	1								
Sterculiacées	2	2	9			1	2	7	13
Thyméléacées	1		1				1	1	1
Tiliacées	13	6	17	2	1	6	8	2	1
Velloziacées	2		1						
Verbénacées	2	6	14			5	4	1	2
Vitacées	4	1	7				3		
Zygophyllacées	2	6	25	3	2		3	6	2

II : Inventaire des genres recensés aux environs de Tuléar (CP : cosmopolite ou pantropical ; PL : paléotropical ; AF : africain ; AU : austral ; OR : oriental ; NL : néotropical ; MD : endémique de Madagascar ou de la Région malgache) et mention de leur présence dans les territoires du monde paléotropical retenus aux fins de comparaison (mêmes abréviations que ci-dessus).

		Ind	Ara	C-V	Sen	Som	Soc	Kal	FOr
<i>Abutilon</i>	CP		+	+			+	+	+
<i>Acacia</i>	CP	+	+		+	+	+	+	+
<i>Adansonia</i>	AU				+				
<i>Adenia</i>	PL		+						
<i>Aerangis</i>	AF								
<i>Aerva</i>	PL	+	+	+		+	+		
<i>Albizzia</i>	PL	+	+			+		+	
<i>Allophylus</i>	CP		+				+		
<i>Alluaudia</i>	MD								
<i>Alluaudiopsis</i>	MD								
<i>Aloe</i>	AF		+				+		+
<i>Anisotes</i>	AF		+				+		
<i>Aristida</i>	CP	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aristolochia</i>	CP		+						
<i>Asparagus</i>	PL		+	+			+	+	+
<i>Azima</i>	PL		+						
<i>Bakerella</i>	MD								
<i>Barleria</i>	CP	+	+			+	+	+	+
<i>Bauhinia</i>	CP	+	+						
<i>Blepharis</i>	PL		+		+	+	+		+
<i>Boscia</i>	AF		+		+	+		+	+
<i>Brenierea</i>	MD								
<i>Bulbostylis</i>	CP								
<i>Cadaba</i>	PL		+		+	+	+		+
<i>Capparis</i>	CP	+	+		+		+		
<i>Capurodendron</i>	MD								
<i>Capuronia</i>	MD								
<i>Cassia</i>	CP	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Cedrelopsis</i>	MD								
<i>Cenchrus</i>	NL	+	+	+	+	+	+		+
<i>Chadsia</i>	MD								
<i>Chloris</i>	CP	+	+		+	+	+	+	+
<i>Chrysopogon</i>	CP	+	+			+	+		
<i>Cissus</i>	CP	+	+						

		Ind	Ara	C-V	Sen	Som	Soc	Kal	FOr
<i>Cleome</i>	CP	+	+	+	+		+	+	+
<i>Clerodendrum</i>	CP	+	+			+	+		
<i>Colubrina</i>	CP								
<i>Colvillea</i>	MD								
<i>Combretum</i>	CP		+		+				
<i>Commelina</i>	CP		+		+		+		+
<i>Commiphora</i>	PL	+	+		+	+	+		
<i>Comoranthus</i>	MD								
<i>Corallocarpus</i>	PL		+						
<i>Cordia</i>	CP		+			+	+		
<i>Crinum</i>	CP		+						
<i>Crotalaria</i>	CP	+	+		+		+	+	
<i>Croton</i>	CP		+				+		
<i>Cryptostegia</i>	MD								
<i>Cynanchum</i>	CP		+					+	
<i>Cynodon</i>	CP	+	+		+		+		
<i>Cyphostemma</i>	CP								
<i>Dactyloctenium</i>	CP	+	+		+	+			
<i>Delonix</i>	PL		+			+			
<i>Dichrostachys</i>	AU	+	+		+		+	+	
<i>Dicoma</i>	PL		+				+	+	+
<i>Didierea</i>	MD								
<i>Dioscorea</i>	CP								
<i>Diospyros</i>	CP	+	+						+
<i>Dipcadi</i>	PL		+				+	+	
<i>Dolichos</i>	CP		+						
<i>Dombeya</i>	AF								
<i>Ecbolium</i>	PL		+				+		
<i>Ehretia</i>	CP	+	+			+	+	+	+
<i>Enneapogon</i>	CP					+		+	+
<i>Enteropogon</i>	PL		+			+			
<i>Eragrostis</i>	CP	+	+		+	+	+	+	+
<i>Erythrophysa</i>	AF								
<i>Erythroxylum</i>	CP	+							
<i>Euphorbia</i>	CP	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Evolvulus</i>	CP		+		+		+		
<i>Fernandoa</i>	AF								
<i>Ficus</i>	CP	+	+		+				
<i>Flacourtia</i>	PL	+							

		Ind	Ara	C-V	Sen	Som	Soc	Kal	FOr
<i>Folotsia</i>	MD								
<i>Gardenia</i>	PL	+							
<i>Genipa</i>	CP								
<i>Givotia</i>	PL	+							
<i>Gloriosa</i>	PL								
<i>Gonocrypta</i>	MD								
<i>Grewia</i>	PL	+	+			+	+	+	+
<i>Gyrocarpus</i>	CP	+				+			
<i>Hazunta</i>	MD								
<i>Helinus</i>	PL		+						
<i>Henonia</i>	MD								
<i>Holmskioldia</i>	PL								
<i>Humbertiella</i>	MD								
<i>Hyphaene</i>	AF		+		+				
<i>Hypoestes</i>	PL						+		
<i>Indigofera</i>	CP	+	+		+	+	+	+	+
<i>Ipomoea</i>	CP		+		+	+	+	+	
<i>Jatropha</i>	CP		+		+	+	+	+	
<i>Kalanchoe</i>	PL		+						+
<i>Koehneria</i>	PL								
<i>Kosteletzkia</i>	CP								
<i>Lasiocladus</i>	MD								
<i>Lasiosiphon</i>	PL		+				+		
<i>Lepidagathis</i>	CP		+						
<i>Leptadenia</i>	PL	+	+		+				
<i>Leucosalpa</i>	MD								
<i>Loeseneriella</i>	OR								
<i>Lycium</i>	CP	+	+			+	+	+	+
<i>Maerua</i>	PL	+	+			+	+		
<i>Marsdenia</i>	CP		+				+		
<i>Maytenus</i>	CP	+	+		+				
<i>Megistostegium</i>	MD								
<i>Melhania</i>	PL		+				+	+	+
<i>Metaporana</i>	AF								
<i>Millettia</i>	CP								
<i>Mimosa</i>	CP	+							
<i>Mollugo</i>	CP		+				+	+	
<i>Moringa</i>	PL		+						
<i>Mundulea</i>	PL	+							

		Ind	Ara	C-V	Sen	Som	Soc	Kal	FOr
<i>Talinella</i>	MD								
<i>Tamarindus</i>	AF	+	+		+		+		
<i>Tarenna</i>	PL								
<i>Tephrosia</i>	CP	+	+		+		+	+	+
<i>Terminalia</i>	CP	+	+					+	
<i>Tetrapterocarpon</i>	MD								
<i>Thylachium</i>	AF								
<i>Tricholaena</i>	PL		+						
<i>Tristellateia</i>	PL								
<i>Uncarina</i>	MD								
<i>Vanilla</i>	CP								
<i>Vernonia</i>	CP		+				+		
<i>Viscum</i>	CP								
<i>Xerophyta</i>	AU								
<i>Xerosicyos</i>	MD								
<i>Ximenia</i>	CP								
<i>Xylia</i>	PL								
<i>Zanha</i>	AF								
<i>Zanthoxylum</i>	CP								
<i>Ziziphus</i>	CP	+	+		+	+	+		+
<i>Zygophyllum</i>	PL	+	+	+			+	+	+